

University of Groningen

Species selection and the spatial distribution of diversity

Herrera Alsina, Leonel

DOI:
[10.33612/diss.99272986](https://doi.org/10.33612/diss.99272986)

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version
Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:
2019

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Herrera Alsina, L. (2019). *Species selection and the spatial distribution of diversity*. [Thesis fully internal (DIV), University of Groningen]. University of Groningen. <https://doi.org/10.33612/diss.99272986>

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

SAMENVATTING

Soorten zijn ongelijkmatig verspreid door tijd, ruimte en hiërarchische niveaus, welke het resultaat kunnen zijn van verschillen in snelheden van ontstaan en uitsterven tussen lijnen. Deze verschillen kunnen in verband gebracht worden met 1) variatie in de geografische verspreiding van soorten door abiotische beperkingen, 2) eigenschappen en kenmerken die variëren tussen soorten en onderhevig zijn aan selectie of 3) soorten die leven in specifieke regio's waar omgevingsfactoren soorten aanzetten tot diversificatie.

In Hoofdstuk 1 verken ik de rol van ecologische limieten in de regulatie van de distributie en diversificatie van soorten. Alhoewel dergelijke limieten uiteindelijk moeten ontstaan uit beperkingen op lokale coëxistentie van soorten, ontbreekt deze spatiële context in de meeste macro-evolutionaire modellen. Ik ontwikkel een stochastisch, spatieel expliciet soortvormingsmodel om de fylogenetische en biogeografische patronen die verwacht worden bij een gelimiteerde lokale diversiteit te verkennen. Ik laat zien hoe lokale ecologische limieten, door de regulatie van de kansen tot expansie van verspreidingsgebied en daarmee de snelheden van speciatie en extinctie, kan leiden tot vertragingen van diversificatie door de tijd en voorspelbare verschillen in het diversiteits-evenwicht tussen regio's. Verder laat dit model ook zien dat zelfs wanneer regio's identieke diversiteitslimieten hebben, de diversificatie dynamiek en het totale aantal soorten bij diversiteits-evenwicht drastisch kunnen variëren afhankelijk van de relatieve groottes van de geografische regio en lokale ecologische niche-ruimte: kleine regio's met hogere lokale ecologische limieten ondersteunen een hogere diversiteit en meer gebalanceerde fylogenetische stambomen dan grote geografische regio's met sterkere beperkingen op lokale coëxistentie. Deze vondsten benadrukken hoe het in acht nemen van de spatiële context van diversificatie nieuwe inzichten kan opleveren met betrekking tot de rol van ecologische limieten in het stuwen van variatie in biodiversiteit over ruimte, tijd en clades. De neutraliteit van dit model maakt soorten vergelijkbaar wat betreft grootte van verspreidingsgebied (en dus diversificatie snelheid), ongeacht hun fylogenetische verwantschap, zolang ze ontstaan zijn rond dezelfde evolutionaire tijd. Soort kunnen desondanks onvergelijkbaar zijn.

Wanneer een eigenschap ecologisch of evolutionair relevant is, kan die onder selectie staan. Dit leidt tot lijnen die verschillen in hun diversificatie snelheid, naar gelang hun eigenschap variatie. Eigenschappen veranderen door de tijd, daardoor zijn de evolutie van eigenschappen en diversificatie gekoppeld, deze dienen dus samen geanalyseerd te worden. Het *state-dependent speciation and extinction* (SSE) kader bevat methoden om te detecteren of diversificatie afhankelijk is van deze eigenschappen. Voor de analyse van eigenschappen met meerdere states is MuSSE (*multiple-states dependent speciation and extinction*) ontwikkeld. Het is echter aangetoond dat MuSSE en andere SSE modellen fout-positieven kunnen geven. Dit komt doordat ze niet in staat zijn om differentiële diversificatie snelheden te onderscheiden van afhankelijkheid van diversificatie van de geobserveerde eigenschappen. De recentelijk geïntroduceerde methode HiSSE (*hidden-state-dependent speciation and extinction*) lost dit probleem op door het toestaan van een

hidden-state die diversificatie snelheden beïnvloed. Helaas staat HiSSE niet meerdere eigenschappen met meer dan twee *states* toe, en potentieel nog interessanter, een gecombineerd effect van meerdere eigenschappen op diversificatie.

In Hoofdstuk 2 introduceer ik een *R* package (SecSSE: *several examined and concealed states-dependent speciation and extinction*) die de mogelijkheden van HiSSE en MuSSE combineert om gelijktijdig de *state*-afhankelijke diversificatie over twee of meer geobserveerde eigenschappen of *states* te achterhalen en rekening te houden met de rol van een mogelijk verborgen (*hidden*) eigenschap. Verder heeft SecSSE ook een verbeterde functionaliteit in vergelijking tot zijn twee “ouders”. Om te beginnen staat het toe dat een geobserveerde eigenschap in twee of meer *states* tegelijk is. Dit kan handig zijn wanneer een taxon bijvoorbeeld een generalist is, of wanneer de precieze *state* onbekend is. Ten tweede geeft SecSSE de correcte *likelihood* wanneer het geconditioneerd is op non-extinctie. Deze functionaliteit was incorrect geïmplementeerd in HiSSE en andere SSE modellen. Om deze methode te demonstreren pas ik SecSSE toe op zeven eerdere studies die MuSSE gebruikten. Hierbij vind ik dat in vijf van de zeven gevallen de conclusies die getrokken werden op basis van MuSSE voorbarig waren. Ik test met behulp van simulaties of SecSSE statistische kracht opoffert om de Type I fout van MuSSE te vermijden. Hierbij vind ik dat dit niet het geval is: voor het merendeel van de simulaties waar de geobserveerde eigenschappen diversificatie beïnvloeden, pikt SecSSE dit op.

Eigenschappen die betrokken zijn bij specialisatie op verschillende hulpbronnen (e.g. dieet) of habitats vallen onder evolutionair relevante eigenschappen. Morfologie en fysiologische kenmerken moeten worden bijgesteld om aan te passen aan een bepaalde habitat. De bijdrage van dergelijke specialisatie aan diversificatiepatronen is echter nog niet goed bestudeerd. Cichliden specialiseren zich bijvoorbeeld op verschillende dieptes in de waterkolom: licht spectrum, temperatuur, voedingsbronnen en parasieten variëren allemaal met de diepte. Deze variatie genereert diepte-afhankelijke selectiepatronen met mogelijke macro-evolutionaire consequenties. In Hoofdstuk 3 pas ik SecSSE toe en breidt het model uit om vast te stellen of 1) diversificatie snelheden afhankelijk zijn van dieptes waarin soorten voorkomen en 2) of de verdeling van dieptes waarin soorten voorkomen verandert tijdens speciatie in de Lamprologini clade (endemisch in Lake Tanganyika, Oost Afrika). Ik vergelijk contrasterende hypothesen die expliciet uit gaan van verschillende modellen van eigenschap evolutie en types van speciatie. Ik vind geen bewijs voor verschuivingen in diepte tijdens speciatie. In plaats daarvan vinden verschuivingen in diepte plaats langs de takken van de stamboom. Ik vind wel een verband tussen dieptes waarin soorten voorkomen en speciatie snelheid: generalisten die in de gehele waterkolom voorkomen hebben hogere speciatie snelheden dan specialisten die maar in een beperkt deel (diep of ondiep) van de waterkolom voorkomen. Ik toon aan dat transitie tussen ondiep en diep water alleen voorkomen via een generalistische fase. Ik toon ook aan dat ondiep-water specialisatie een evolutionair eindpunt is: het is onwaarschijnlijk dat het naar een andere *state* verandert. Als verklaring voor deze

vondsten heb ik de volgende hypothese: specialisatie op een bepaalde diepte beïnvloed dispersie capaciteit, dit kan kan op zijn beurt leiden tot verschillen in speciatie snelheden. Een interessant inzicht uit dit hoofdstuk is dat de evolutie van een eigenschap sterk gekoppeld kan zijn aan speciatie snelheden, zonder dat het zelf verandert op de momenten van speciatie.

Naast de interactie tussen een eigenschap en diversificatie snelheden, kunnen soorten ook leven in verschillende gebieden waar diversificatie regimes variëren. Dit kan de heterogene distributie van soorten verklaren. Eén van de meest welbekende biogeografische patronen is de *altitudinal species richness gradient* (of hoogte-afhankelijke soortenrijksgradiënt) die ontstaat uit het samenspel tussen speciatie en dispersie, hoewel de relatieve bijdrage van beide processen nog onduidelijk is. In Hoofdstuk 4 gebruik ik de volledige fylogenetische stamboom van de zangvogels (*Passeriformes*) en hun verspreidingsdata om een aantal tegengestelde hypothesen over homogeniteit of heterogeniteit van diversificatie snelheden te onderzoeken, in het bijzonder voor de diversificatie snelheden langs de hoogte gradiënt in combinatie met verschillende snelheden van hoogte dispersie. Ik gebruikte SecSSE om deze hypothesen te vergelijken, rekening houdend met potentiële verschillen op het gebied van geografie en biomen. Ik vond geen bewijs voor verschillen in diversificatie snelheid als oorzaak van de soortenrijksgradiënt. In plaats daarvan lijkt de *altitudinal species richness gradient* primair veroorzaakt te worden door dispersie snelheden van hoge naar lage hoogteliggingen die hoger zijn dan snelheden in de omgekeerde richting.

In deze synthese van kennis toon ik aan dat een eigenschap gekoppeld kan zijn aan ecologische dominantie in lokale gemeenschappen. Dit fitnessvoordeel is echter onvoldoende om speciatie snelheden in deze gemeenschappen te verhogen (of om de extinctie te verlagen). Een ecologisch relevante eigenschap is dus niet per se onderhevig aan selectie op soorten. Tenslotte stel ik dat selectie op soorten nog steeds een veelbelovend onderzoeksgebied is, in het bijzonder in het licht van nieuwe hulpmiddelen en het feit dat fylogenetische informatie kan helpen bij het beter begrijpen van spatiële patronen in diversiteit.